

Literatur

- ANTONIUS, O. (1947): Beobachtungen an einem Onagerhengst. *Umwelt* 1, 299—300.
- CARPENTER, C. R. (1942): Sexual behavior of free ranging rhesus monkeys. *Journal of comp. psych.* 33, 113—162.
- CRAWFORD, M. P. (1942): Dominance and social behavior for chimpanzees in a non-competitive situation. *Journal of comp. psych.* 33, 267—277.
- DÜCKER, G. (1965): Das Verhalten der Schleichkatzen (Viverridae). KÜKENTHAL: *Handb. d. Zool.* 8, (10), 20 a, 1—48.
- EIBL-EIBESFELDT, I. (1950): Beiträge zur Biologie der Haus- und Ahrenmaus nebst einigen Beobachtungen an anderen Nagern. *Z. Tierpsych.* 7, 558—587.
- (1957): Die Ausdrucksformen der Säugetiere. KÜKENTHAL: *Handb. d. Zool.* 8, (6), 1—26.
- (1958): Das Verhalten der Nagetiere. KÜKENTHAL: *Handb. d. Zool.* 8 (10), 1—88.
- (1967): Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung. Piper-München.
- EWER, R. F. (1963): The behaviour of the meerkat, *Suricata suricatta*. *Z. Tierpsych.* 20, 570—607.
- GOETHE, F. (1964): Das Verhalten der Musteliden. KÜKENTHAL: *Handb. d. Zool.* 8 (10) 19, 1—80.
- HOOFF, J. VAN (1962): Facial expressions in higher primates. *Symp. Zool. Soc. London*, 8, 97—125.
- KLINGEL, H. (1967): Soziale Organisation und Verhalten freilebender Steppenzebras. *Z. Tierpsych.* 24, 580—624.
- LEYHAUSEN, P. (1956): Das Verhalten der Katzen (Felidae). KÜKENTHAL: *Handb. d. Zool.* 8 (10) 21, 1—34.
- SCHENKEL, R. (1947): Ausdrucksstudien an Wölfen. *Behaviour* 1, 81—129.
- SCHLOETH, R. (1961): Das Sozialleben des Camargue-Rindes. *Z. Tierpsych.* 18, 574—627.
- SPARKS, J. (1967): Allogrooming in primates: a review. D. MORRIS (Ed.): *Primate ethologie*, 148—175.
- TEMBROCK, G. (1957): Zur Ethologie des Rotfuchses (*Vulpes vulpes*) unter besonderer Berücksichtigung der Fortpflanzung. *Zool. Garten* 23, 291—532.
- TINBERGEN, N. (1959): Einige Gedanken über „Beschwichtigungsgebärden“. *Z. Tierpsych.* 16, 651—665.
- WALTHER, F. (1964): Verhaltensstudien an der Gattung *Tragelaphus* De Blainville, in Gefangenschaft, unter besonderer Berücksichtigung des Sozialverh. *Z. Tierpsych.* 21, 393—467.
- WICKLER, W. (1967): Vergleichende Verhaltensforschung und Phylogenetik. In: HEBERER, G. (Ed.): *Die Evolution der Organismen*, I, 420—508, 3. Aufl. G. Fischer, Stuttgart.

Anschrift der Verfasserin: DR. HANNA-MARIA ZIPPELIUS, 5351 Kommern, Zingsheimer Tal

Zur Kenntnis des Gehirns der Giraffidae (Pecora, Artiodactyla, Mammalia) — ein Vergleich der Neocortex-Oberflächengröße

VON HENRIETTE OBOUSSIER UND GERT MÖLLER

Eingang des Ms. 10. 6. 1971

Einleitung

Untersuchungen über Form, Größe und Furchenbild des Gehirns der Giraffidae liegen von LE GROS CLARK (1939), FRIANT (1943, 1952) und AMAT-MUNOZ (1952) vor, während PORTMANN und WIRZ (1950) sowie MANGOLD-WIRZ (1966) die Evolutionsstufe auf Grund der Cerebralisation prüften. Eine Bestimmung der Neocortexoberflächengröße wurde für die Giraffidae bisher nicht durchgeführt. Da diese möglicherweise eine genauere Beurteilung der Unterschiede der phylogenetischen Stellung der beiden Gattungen *Giraffa* und *Okapia* erlauben könnte, wurden diese Größenbestimmungen durchgeführt.

Material und Methode

Als Material standen ein Hirn einer alten männlichen Giraffe (*G. camelopardalis*, gest. im Zoologischen Garten Hagenbeck 1946) und eines subadulten männlichen Okapis (gest. in Quarantäne 1960) zur Verfügung. Beide Hirne wurden von OBOUSSIER etwa 12 Stunden p. m. präpariert. Während das Hirn der Giraffe in 8% Formol fixiert und verwahrt wurde, wurde das Okapigehirn nach der Formolfixierung leider in Alkohol überführt und ist daher stark geschrumpft.

Zur quantitativen Bearbeitung wurde die rechte Hemisphäre vom übrigen Gehirn abgetrennt. Der Berechnung der Oberfläche des Neocortex liegt die Methode von ELIAS et al. (1969) zugrunde, die auch von OBOUSSIER (1970), RONNEFELD (1970), OBOUSSIER (1971) sowie HAARMANN und OBOUSSIER angewandt wurde. Die Errechnung der Oberfläche erfolgt nach der Formel

$$O = \frac{2 d \cdot \tau \cdot P}{6}$$

(O = Oberfläche, τ = die Schnittdicke, die theoretisch 0,5 cm beträgt, jedoch mit der Anzahl der Schnitte und der Länge der Hemisphäre korrigiert wird, d = Linienabstand des Zählnetzes, P = Anzahl der Schnittpunkte, 6 = dreimalige Veränderung des Liniennetzes und Zählung beider Schnittseiten).

Um die stark geschrumpfte Neocortexoberfläche des Okapigehirns mit der Oberfläche des Neocortex des Giraffengehirns vergleichen zu können, muß sein Wert korrigiert werden. Bei der Annahme, daß die Oberfläche der Neocortexhemisphäre etwa der Oberfläche einer Halbkugel entspricht, läßt sich die geschrumpfte Oberfläche $O_2 = 2 \pi r_2^2$ und die ungeschrumpfte Oberfläche $O_1 = 2 \pi r_1^2$ errechnen. (r_1 = echter Neocortexradius, gemessen am Endocranium, = 5,25 cm; r_2 = geschrumpfter Radius = 4,90 cm). Aus dem Verhältnis der beiden Oberflächen ergibt sich der Korrekturfaktor für die geschrumpfte Oberfläche.

$$\frac{O_1}{O_2} = \frac{2 \pi r_1^2}{2 \pi r_2^2} ; O_1 = O_2 \cdot 1,15$$

Der Korrekturfaktor beträgt hier also 1,15 und entspricht einer Schrumpfung von 13,0%¹.

Bemerkungen zur Morphologie der Gehirne

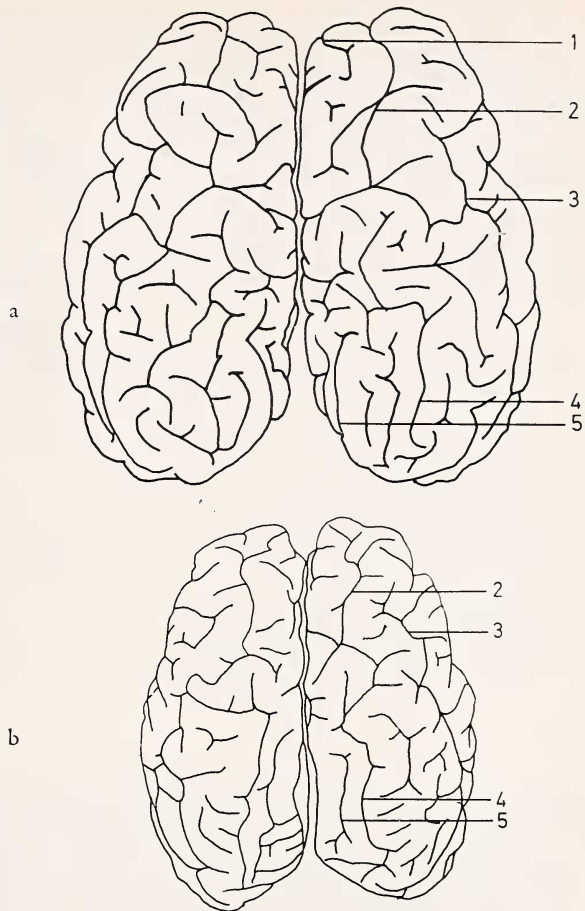
Vergleicht man die äußere Form der Gehirne der beiden Arten sowie den Endocranialsitus, so erscheint das Giraffengehirn abgerundeter, das Okapigehirn schmaler. Die Lobi olfactorii liegen bei *Giraffa* fast subcerebral, bei Okapi hingegen sind sie gestielt und liegen praecerebral (vgl. AMAT-MUNOZ 1952). Das Großhirnfurchenbild wurde bereits von LE GROS CLARK (1939, *Okapia*), FRIANT (1943, *Okapia*; 1952, *Giraffa*) und AMAT-MUNOZ (1952, *Okapia* und *Giraffa*) an Hand je eines Exemplars beschrieben. Die uns vorliegenden beiden Gehirne (Abb. 1–3) stimmen im Verlauf der Hauptfurchen mit den Beschreibungen bzw. Abbildungen der früheren Autoren gut überein. Die Variabilität kommt in der Ausbildung der Nebenfurchen besonders bei dem größeren Giraffengehirn zum Ausdruck. In der Medianansicht zeigt *Okapia* eine Verbindung der F. callosomarginalis mit der F. splenialis, während diese bei *Giraffa* selbständig bleiben. Ob es sich um eine individuelle Variabilität oder um ein gattungsspezifisches Merkmal handelt, ist nicht zu entscheiden.

Quantitative Untersuchungen

Die Ausbildung neuer Großhirnzentren und die damit unabhängig vom Körpergewicht verbundene Zunahme des Hirngewichts (Encephalisation) bildet ein Maß für die Evolutionsstufe einer Art. Die Abhängigkeit des Hirngewichts vom Körpergewicht kann

¹ Fräulein E. WAHL danken wir für die Bestimmung des Korrekturfaktors.

Abb. 1. Großhirnfurchenbild — a. Giraffe, b. Okapi (1/2 nat. Größe); 1 = Fissura crucialis, 2 = Fissura coronalis, 3 = Fissura suprasylvia, 4 = Fissura lateralis, 5 = Fissura entolateralis; Benennung der Furchen nach ANTHONY und GRZYBOWSKI sowie AMAT-MUNOZ (1959)



mit Hilfe der Allometriegleichung $y = b \cdot x^a$ (Hirngewicht) = $b \cdot x^a$ (x = Körpergewicht, b = Cephalisationskoeffizient, a = Exponent für das Ausmaß der Hirngewichtszunahme bei Steigerung des Körpergewichtes) ermittelt werden. OBOUSSIER und SCHLIEMANN (1966) und OBOUSSIER (1971) errechneten die Durchschnittsregressionsgerade für afrikanische Boviden mit den Werten $\log y = 1.2258 + 0.56 \cdot \log x$ ($r = 0.98$). Da bei den hier untersuchten Gehirnen (*Giraffa* 655 g, *Okapia* 475 g) die Körpergewichtsangaben der entsprechenden Tiere fehlten, wurde in Anlehnung an PORTMANN und WIRZ (1950) für *Giraffa* ein Mittelwert von 600 kg und für *Okapia* ein solcher von 240 kg angenommen.

Vergleicht man die Lage dieser Werte im logarithmischen System mit der für Boviden ermittelten Geraden (Abb. 4), so liegen beide Werte in etwa gleichem Abstand deutlich oberhalb derselben. Auch MANGOLD-WIRZ ermittelte für Giraffidae eine höhere Stufe als für Bovidae. Die Werte entsprechen fast der Stufe der Regressionsgeraden, die KRUSKA (1970) für Cervidae berechnete.

Für die Größe der Neocortexoberfläche wurden die folgenden Werte ermittelt:

	<i>Giraffa</i>	<i>Okapia</i> ermittelt	<i>Okapia</i> korrigiert
Hirngewicht frisch	655 g	475 g	—
Körpergewicht geschätzt	600 kg	240 kg	—
Neocortexoberfläche, r. Hemisphäre insgesamt	44,254 mm ²	26,354 mm ²	30,307 mm ²
äußere Neocortexoberfläche, r. Hemisphäre	20,681 mm ²	12,210 mm ²	14,041 mm ²
versenkte Neocortexoberfläche, r. Hemisphäre	23,573 mm ²	14,144 mm ²	16,266 mm ²
von der Gesamtoberfläche versenkt	53,5 %		53,7 %

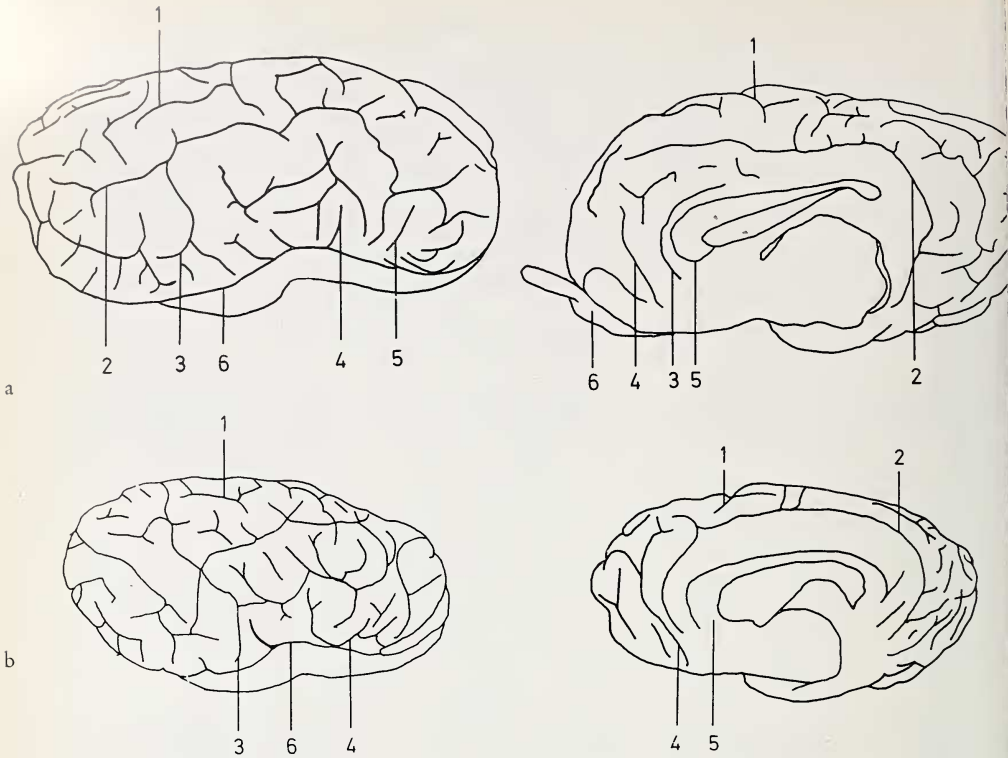


Abb. 2 (links). Furchenbild der rechten Großhirnhemisphäre — a. Giraffe, b. Okapi ($1/2$ nat. Größe); 1 = Fissura lateralis, 2 = Fissura suprasylvia, 3 = Ramus descendens suprasylviae, 4 = Fissura lateralis Sylvania, 5 = Fissura praesylvia, 6 = Fissura rhinalis; Benennung der Furchen nach ANTHONY und GRZYBOWSKI sowie AMAT-MUNOZ (1959) — Abb. 3 (rechts): Furchenbild (median) der rechten Großhirnhemisphäre — a. Giraffe, b. Okapi ($1/2$ nat. Größe); 1 = Fissura crucialis, 2 = Fissura splenialis, 3 = Fissura callosomarginalis, 4 = Fissura genualis, 5 = Corpus callosum, 6 = Bulbus olfactorius; Benennung der Furchen in Anlehnung an RONNEFELD (1970)

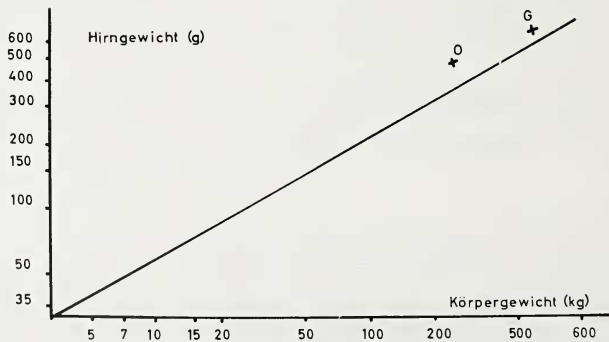


Abb. 4. Encephalisation (Hirngewicht : Körpergewicht); allgemeine Bovidengerade nach OBOUSSIER und SCHLIEHMANN (1966); O = Okapi, G = Giraffe

Wird die Neocortexoberflächenentwicklung in Abhängigkeit von dem Hirngewicht (Neocorticalisation B, vgl. RONNEFELD 1970; HAARMANN und OBOUSSIER) ermittelt und im Vergleich zu der durchschnittlichen Regressionsgeraden für afrikanische Bovidae betrachtet, die mit $\log y = 2.1035 + 0.94 \cdot \log x$ ($r = 0.98$) errechnet wurde (s. auch OBOUSSIER 1971), so liegen beide Werte deutlich unterhalb der Geraden, d. h. der Neocortex hat nicht den hohen Grad der Entfaltung erreicht, wie er für Boviden im Durchschnitt ermittelt werden konnte (Abb. 5). Dieser Unterschied im Verhalten der Giraffidenwerte im Vergleich zur Bovidengerade scheint auch bei *Capreolus* vorzuliegen (RONNEFELD 1970). Ob bei Cerviden allgemein eine geringere Entfaltung der Neocortexoberfläche relativ zum Hirngewicht als bei Boviden vorliegt, bleibt zu klären. Es wäre dann auch zu prüfen, welche Hirnteile das relativ höhere Hirngewicht in Bezug zum Körpergewicht bedingen.

Fassen wir die beiden Möglichkeiten von Encephalisation und Neocorticalisation zusammen, und betrachten wir die Neocortexoberflächenentwicklung in Abhängigkeit des Körpergewichts (Neocorticalisation A), so rücken die Werte für die Giraffidae dicht unterhalb an die durchschnittliche Regressionsgerade für afrikanische Bovidae heran, die mit $\log y = 3.2860 + 0.51 \cdot \log x$ ermittelt wurde und liegen im Bereich der für die großen Tragelaphinae + Bovinae von OBOUSSIER errechneten Geraden $\log y = 3.2866 + 0.48 \cdot \log x$ ($r = 0.99$). Es erfolgt somit ein Ausgleich der vorher festgestellten Unterschiede; die Giraffidae weisen bei dieser Berechnungsart nunmehr die gleiche Stufe wie die Bovidae auf (Abb. 6).

Bei allen Berechnungen zeigt der Wert von *Okapia* die gleichen Korrelationen wie der Wert für *Giraffa*; beide Formen stehen auf gleicher phylogenetischer Stufe. Die Auffassung von PORTMANN und WIRZ, daß das *Okapi* nicht ein Vertreter ursprünglicher, primitiver Waldformen ist, wird hierdurch bestätigt.

Zusammenfassung

Für *Giraffa* und *Okapia* wird die Größe der Neocortexoberfläche ermittelt und mit den für Bovidae vorliegenden Werten verglichen. Während das Gesamtgehirngewicht im Vergleich zum Körpergewicht bei Giraffidae höher liegt als bei Boviden, ist die Neocortexoberflächenentwicklung im Vergleich zum Hirngewicht geringer. Bei einem Vergleich der Neocortexoberfläche relativ zum Körpergewicht schwinden die Unterschiede zwischen Giraffidae und Bovidae. *Giraffa* und *Okapia* zeigen gleiche Encephalisation.

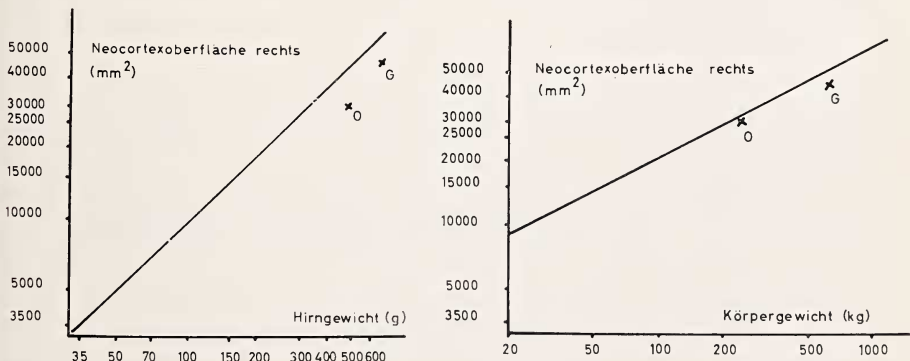


Abb. 5 (links): Neocorticalisation B (Neocortexoberfläche der rechten Hemisphäre : Hirngewicht); allgemeine Bovidengerade nach OBOUSSIER (1971); O = Okapi, G = Giraffe —
Abb. 6 (rechts): Neocorticalisation A (Neocortexoberfläche der rechten Hemisphäre : Körpergewicht); allgemeine Bovidengerade nach OBOUSSIER (1971); O = Okapi, G = Giraffe

Summary

On the brain of Giraffidae (Pecora, Artiodactyla, Mammalia) with special reference to the surface of the Neocortex

The surface size of the neocortex of *Giraffa* and *Okapia* has been calculated and compared with the resp. dates known for Bovidae. While the total brain weight in comparison to the body weight is higher in Giraffidae than in Bovidae, the development of the neocortex surface in relation to the brain weight was found to be smaller. Considering the neocortical surface in relation to the body weight the difference between Giraffidae and Bovidae becomes eliminated. *Giraffa* and *Okapia* have the same encephalisation degree.

Literatur

- AMAT-MUNOZ, P. A. (1959): Vergleichende Untersuchungen zur endocranialen Morphologie und craniocerebralen Topographie von Giraffa und Okapi. (Mammalia, Paraxonia, Pecora, Giraffoidea). Morph. Jb. 100, 213—264.
- ELIAS, H., HAUG, H., LANGE, W., SCHLENSKA, G., und SCHWARZ, D. (1969): Oberflächenmessungen der Großhirnrinde von Säugern mit besonderer Berücksichtigung des Menschen, der Cetacea, des Elefanten und der Marsupialia. Anat. Anz. 125, 461—463.
- FRIANT, M. (1943): Le cerveau de l'Okapi. C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris 216, 81—83.
- (1952): Recherches sur le développement du cerveau de la giraffe (*G. camelopardalis* L.). Acta anat. 16, 290—298.
- (1952): Les caractéristiques fondamentales du cerveau des Giraffidae. C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, 235, 978—979.
- HAARMANN, K., und OBOUSSIER, H.: Morphologische und quantitative Neocortexuntersuchungen bei Boviden, ein Beitrag zur Phylogenie dieser Familie. II Formen geringen Körpergewichts (3—25 kg) aus den Subfamilien Cephalophinae und Antilopinae. Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. 68 (im Druck).
- KRUSKA, D. (1970): Über die Evolution des Gehirns in der Ordnung Artiodactyla Owen 1948, insbesondere der Teilordnung Suina Gray 1868 — Z. Säugetierkunde 35, 214—237.
- LE GROS CLARK, W. E. (1939): The brain of the Okapi. Proc. zool. Soc. London 109 B, 153—159.
- MANGOLD-WIRZ, K. (1966): Cerebralisation und Ontogenesemodus bei Eutherien. Acta anat. 63, 449—508.
- MÖLLER, G. (1971): Die Giraffidae. Staatsexamensarbeit f. d. Lehramt an Gymnasien, Hamburg.
- OBOUSSIER, H. (1970): Beiträge zur Kenntnis der Alcelaphini (Bovidae, Mammalia) unter besonderer Berücksichtigung von Hirn und Hypophyse. Ergebnisse der Forschungsreisen in Afrika (1959—1967). Morph. Jb. 114, 393—435.
- Quantitative und morphologische Studien am Hirn der Bovidae, ein Beitrag zur Kenntnis der Phylogenie. Morph. Jb. (im Druck).
- Morphologische und quantitative Neocortexuntersuchungen bei Boviden, ein Beitrag zur Phylogenie dieser Familie. III. Formen über 75 kg Körpergewicht. Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. 68 (im Druck).
- OBOUSSIER, H., und SCHLIEMANN, H. (1966): Hirn-Körpergewichtsbeziehungen bei Boviden. Z. Säugetierkunde 31, 464—471.
- PORTMANN, A., und WIRZ, K. (1950): Die cerebralen Indices beim Okapi. Acta trop. Basel 7, 120—122.
- RONNEFELD, U. (1970): Morphologische und quantitative Neocortexuntersuchungen bei Boviden, ein Beitrag zur Phylogenie dieser Familie. I. Formen mittlerer Körpergröße (25—75 kg). Morph. Jb. 115, 163—230.

Anschrift der Verfasserin: Prof. Dr. H. OBOUSSIER, Universität Hamburg, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum, 2 Hamburg 13, v.-Melle-Park 10